

館岡亜緒*: アフリカ大陸におけるウシノケグサ群の概略

Tuguo TATEOKA*: Notes on the festucoid grasses in Africa

ウシノケグサ群(ウシノケグサ族, カラスムギ族, ハリノホ族, コムギ族)の進化史についての研究の一部として, このグループがアフリカ大陸においてどのような分化をもっているかを検討した。ここにその結果をのべる。なお, マダガスカル産の種類については前報(1964)でのべたので, この報文からは除外する。

この検討のために Hutchinson and Dalziel (1936), Hubbard (1937), Maire (1953), Chippindall (1955), Hedberg (1957) などの労作が非常に役立ったが, 先年英国をおとずれたさい, また昨年東アフリカ各地で採集したさいに, さいわい標本や生品をある程度調べることができた。その間にお世話になった諸先生に深く感謝する次第である。

1. 生育地 アフリカ大陸においてウシノケグサ群が生育している地域は, 図 1 にあるように一応 9 地域にわけられる。地中海に面したサハラ以北の地域(図 1 の 1)は, ウシノケグサ群の豊富さにおいて世界有数の地域で, いうまでもなく地中海区系に含まれる。この報文ではサハラ以南のものに主点をおいているので, この地中海要素については他の報文で詳述する。図 1 に 2 とした地域, つまりサハラ地域にも数少ないがウシノケグサ群が生育している。

図 1 の 3 の地域は西アフリカ随一の高山であるカメルーン山(標高 4072 m), その南西のギニア湾上のフェルナンド・ポール島にあるクラレンス峰, およびカルメーン山のすぐ北にあるアダムウア山塊の一部からなる地域である。ウシノケグサ群は寒帯から暖帯に広くひろがっているが, 亜熱帯と熱帯においては山地にしかみられず, 図 1 の 3 のような熱帯アフリカにおいては, 大体 2000 m 以上の高度がないと生育できない。

図 1 の 4~6 の地域, つまりアフリカ大陸の東部から南アフリカにつらなる地域には, 山地が断続的につづいており, 相当数のウシノケグサ群の種類がある。4 はエチオピア高原を中心とする地域で, 5 は熱帯東アフリカの高山からニアサランド, 南ローデシアの山地にわたる地域で, 6 は南アフリカ連邦のほぼ全域を含む地域である。

図 1 の 7 はジエール・マラを中心とする地域で, 8 はアンゴラのビー高原からシエラ・タ・チラ, 9 は南西アフリカのダマラランドとナマクアランドを含む地域である。これらの地域にもそれぞれに 1~2 種の固有種があるが, これらに分布しているウシノケグサ群の種類はごく少数である。これらの地域のフロラの研究はなおきわめて不完全であるので(Léonard 1965 参照), 将来興味ある種類が発見されるかもしれないが, ウシノケグサ群の種類が少ないことは疑いない。

以上をまとめると, アフリカ大陸においてのウシノケグサ群の主要な生育地は, 図 1

* 国立科学博物館 National Science Museum, Ueno Park, Tokyo.

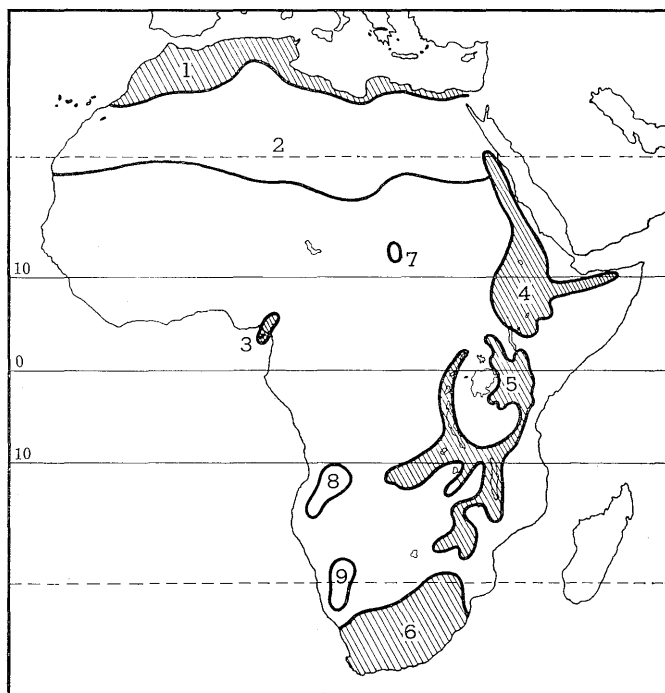


図 1: アフリカ大陸におけるウシノケグサ群の生育地 (本文参照)。

に斜線をひいた 5 地域であり、限られた種類がそれ以外の地域にも見出されるものである。ここに言及しなかった地域からは、筆者はウシノケグサ群の生育の記録をみなかった。なお前報 (1964) でのべたように、マダガスカルには約 23 種のウシノケグサ群が分布している。

2. 氷河期におけるサハラ地域への侵入 上述のように、サハラ地域にもある程度ウシノケグサ群の種類が生育している。それらは各地に点在するオアシスにみられ、あるものはサハラのほぼ中央に位置するアハガル山地、またその南東にあるチベスチ山地にまで達している。この地域にみられるウシノケグサ群の属は次の通りである (括弧内の数字は種類数): クサヨシ属 (1), ヌカボ属 (2), ヒエガエリ属, (1), *Trisetaria* (1), *Lophochloa* (2), *Sphenopus* (1), *Cutandia* (1), イチゴツナギ属 (1), ナギナタガヤ属 (1), スズメノチャヒキ属 (5), ヤマカモジグサ属 (1), ドクムギ属 (2), *Pholiurus* (1), *Eremopyrum* (1), オウムギ属 (2)。

これらの属のうち *Trisetaria*, *Lophochloa*, *Sphenopus*, *Cutandia*, ドクムギ属, *Pholiurus* の 6 属は、はっきりした地中海要素とみなされるもので、そのサハラに入っ

ている種類はいずれも地中海地方に広く分布するものである。他の属に属するものでサハラに入っている種類も、*Bromus garamas* Maire をのぞくと、地中海地方に広く生育しているものである。*Bromus garamas* はサハラ中部に固有の種類であるが、地中海地方から北半球の暖帯温帯に広く分布しているスズメノチャヒキ (*Bromus japonicus* Thunb.) によく似た種類で、おそらくスズメノチャヒキから派生した型と推定される。つまり、サハラ地域のウシノケグサ群はすべて地中海地方から侵入したものとみなされるが、その侵入をもたらした要因として氷河期における気温の低下があげられる。もちろんサハラへの侵入には人類の媒介も働いたと思われるが、サハラ中部に固有種があることからしても、ただそれだけに帰せられるものとは考えられない。

鮮新世から第四紀においての北アフリカの気候の変遷は、最近の気候地形学の発達によりかなり明らかになっている。鈴木博士 (1964) の論説によると、それは次のようにまとめられる。鮮新世において北アフリカには熱帯的な気候がほぼ一様に続いたが、第四紀に入ってその気候も植生も大きな変動をへた。アフリカには雨の要因としての2つの収斂帯、つまりITC (熱帯気団と赤道気団の収斂帯) とポーラーフロント (熱帯気団と寒気団の収斂帯) があるが、洪積世にこの2つの収斂帯が現在より北上したり南下した時期があった。現在のサハラ砂漠は、年間を通じて高温の熱帯気団におおわれているために乾燥がはげしいのであるが、その北縁にあるポーラーフロントが南下すれば、現在の南欧と同様の気候がサハラにまでおよび、ITCが北上すれば、現在の赤道付近のアフリカにみられる湿潤地帯が北上する。そしてポーラーフロントの南下とITCの北上が同時に起ると、現在のサハラ砂漠のような乾燥地帯が南北からせめられる。サハラ北部で地表温度が 0°C 以下に下がった時期のあったこと、第四紀初期にサハラ北部が湿潤化したこと、あるいはヴルム氷期にサハラ砂漠のほぼ全域が湿潤化したことなどは実際に証拠だてられていることである。

この洪積世の氷河期に、地中海地方～欧州の植物がサハラに侵入したことは疑いなく、一部はサハラ中部のアハガル山地、チベスチ山地などにとり残され、固有種にまで進んだものであろう。

3. 東部から南部のウシノケグサ群 アフリカ大陸の東部から南部にかけて、かなりのウシノケグサ群がみられるが、赤道をはさんで南北にひろがる地域であるので、実際に図1の4～6の全域にわたって分布している種類はごく少数である。しかし属としてみると、これらのほぼ全域、さらにカメルーン山 (図1の3) にも分布しているものとして、ヌカボ属、コメススキ属、ミサヤマチャヒキ属、ミノボロ属、ウシノケグサ属、イチゴツナギ属、スズメノチャヒキ属、ヤマカモジグサ属の8属がある。

エチオピア高原を中心とする4の地域については適切な文献が入手できなかったのがあるが、この地域にみられるウシノケグサ群は40～60種と推定される。それらには、固有種、熱帯東アフリカの山地と共通のもの、地中海地方とむすびつくものなどがある。

熱帯東アフリカの山地には約 60 種のウシノケグサ群が分布している。そのうち固有種は 30~35 種で、ほぼ 50% の固有率に相当する。他のものはエチオピア高原、南アフリカ、あるいはカメルーン山と共通のものである。熱帯東アフリカにおいては地中海要素とむすびつくものはごく少ない。

南アフリカにみられるウシノケグサ群は、総計で 17 属約 60 種である。熱帯アフリカには欠如して南アフリカにでてくる属として、シラゲガヤ属、チシマドジョウツナギ属、カモジグサ属、オウムギ属の 4 属がある。これらの属は地中海に面した北アフリカには分布しているが、種としてこれら 2 地域に共通のものはない。南アフリカのウシノケグサ群も全体として高い固有率をもつものである。

4. アフリカ大陸東部に固有の属 ウシノケグサ群においてエチオピア高原に固有の属として *Leptagrostis* があり、キリマンジャロ山、ケニア山、エルゴン山の高山帯に固有の属として *Keniachloa* がある。*Pseudobromus* もアフリカ大陸東部から南部さらにマダガスカルにのみ分布している属であるが、この属については前報 (1964) でのべたのでここでは除外する。

Leptagrostis は 1 種 *L. schimperiana* (Hochst.) C. E. Hubbard からなり、外穎の頂から芒を生ずること、包穎が不同長であることなどの特徴をもつが、もともとノガリヤス属 (*Calamagrostis*) に含まれていたもので、ノガリヤス属に近縁であることは疑いない。ケニア山の高山帯に固有の種類である *Calamagrostis hedbergii* Melderis も、外穎がややかたく、その側脈が鮮明で頂から芒状に突出すること、などでノガリヤス属のなかで特色のある種類である。ノガリヤス属は非常に大きな属で、その分布もほぼ世界的なのであるが、アフリカにはきわめて少ない。筆者が知りえた範囲でみると、*C. hedbergii* 以外には、南アフリカから東アフリカに 1 種、マダガスカルに 1~2 種があるのみで、ウシノケグサ群の非常に豊富な北アフリカにもこの属は欠如している。ノガリヤス属の分化のはげしいのは、北半球の温寒帯と南米南部、ニュージーランド、オーストラリアである。この属がアフリカ大陸に展開しなかった理由はわからないが、*Leptagrostis* や *C. hedbergii* は本来のノガリヤス属植物から長いあいだ隔離されていたもののようである。

Keniachloa は 2 種 (*K. chionogeiton* Melderis, *K. hedbergii* Melderis) を含み、いわゆる Afroalpine flora に属するものである。*Keniachloa* は全体としてヌカボ属型の植物であるが、これにもっとも近いものとしては *Zingerica* をあげねばならない。*Zingerica* は最近 Chrtek (1963) により研究され、4 種にまとめられたが、その分布範囲は小アジア、コーカサス、ボルガ河の下流地帯、クリミヤ、ルーマニア (つまり黒海をとりまく地域) で、*Keniachloa* の生育地とは大きく離れている。Björkman (1960) および Melderis (1956) によると、これら 2 属は外部形態で似ているばかりではなく、外穎と内穎の組織学的特徴においてもきわめて似ており、また $X=4$ の染色体基本数を

共通にもっている。つまり、*Keniochloa* と *Zingerica* の類似は異なる祖先型からの平行進化によるとは考えられず、現在とび離れた分布をとっているといっても、共通の祖先型をもつとみねばならないものである。

5. カメルーン山のウシノケグサ群 図 1 から明らかなように、カメルーン山を中心とする図 1 の 3 の地域は、周囲と隔絶されて熱帯西アフリカにウシノケグサ群の生育を許す場所を与えており、これにもっとも近いジエベル・マラでも 2000 km 以上離れている。カメルーン山のすぐ北のアグモウア山塊にみられるウシノケグサ群はほんの僅数種で、フェルナンド・ポー島のクラレンス峰にはかなりの種類があるが、それらの大部分はカメルーン山の種類と共通のものである。以下にカメルーン山のウシノケグサ群というさいにはクラレンス峰とアグモウア山塊にみられる種類をも含めた意味で用いる。

これまでの研究 (Hutchinson and Dalziel 1936, Clayton 1960 など) をまとめると、カメルーン山のウシノケグサ群は総計で 20 種で、それらは一応次の 4 つの要素にわけられる。

(i) 固有種 (9 種)。 *Bromus scabridus* Hook. f., *Festuca engleri* Pilger, *Helictotrichon mannii* C. E. Hubbard, *H. maitlandii* C. E. Hubbard, *H. rigidulum* C. E. Hubbard, *Deschampsia mildbraedii* Pilger, *Hypseochloa cameroonensis* C. E. Hubbard, *Agrostis mannii* Stapf, *A. congesta* C. E. Hubbard.

(ii) アフリカ大陸東部と共通の種類 (6 種)。 *Brachypodium flexum* Nees, *Festuca simensis* Hochst. ex A. Rich., *F. schimperiana* A. Rich., *Poa leptoclada* Hochst. ex A. Rich., *Poa binata* Nees, *Koeleria convoluta* Hochst.

(iii) アフリカ大陸東部および地中海地方〜欧州と共通の種類 (3 種)。 *Festuca gigantea* Vill., *Vulpia bromoides* S. F. Gray, *Aira caryophyllea* L.

(iv) ほぼ全世界的に分布している種類 (2 種)。 *Poa annua* L. スズメノカタビラ, *Deschampsia caespitosa* Beauv. ヒロハノコメススキ。

上の記述から、固有種と東アフリカと共通の要素が多いことが明らかである。(iii) に含まれるものとして 3 種あるが、その 1 つである *Aira caryophyllea* について、Hubbard (1937) はカメルーン山および東アフリカにみられる個体は小花基盤が無毛の点で欧州産の個体と異なっていると述べている。つまり、カメルーン山にみられる *Aira caryophyllea* は種より下のランクでは東アフリカのものとむすびつくものである。最近 Hepper (1965) はカメルーン山に固有と考えられていた種類が、研究が進むにつれて東アフリカのものと合一される場合が増加していることを指摘し、カメルーン山のフロラは本質的に東アフリカの山地のフロラと同一視さるべきものであると述べている。これはウシノケグサ群においても明らかに認められることである。

Hypseochloa (1 種 *H. cameroonensis* からなる) はカメルーン山に固有のウシノケグサ群の属である。高さ 50 cm 未満の繊細な一年草で、ヌカススキ属 (*Aira*), *Homoi-*

achne, *Periballia* などに近いものである。これらの属はさらに コメススキ属 (*Deschampsia*) に近く、カラスムギ族のコメススキ亜族としてまとめらるべきものである。*Hypseochloa* の進化史的な位置は、コメススキ亜族の解析の一部として検討されるべきものであるので、他の報文でのべる。

6. 若干の進化史的考察 上にのべたカメルーン山と東アフリカの山地のフロラのむすびつきは、現在の気候と地形のもとでは起りようのないものである。ウシノケグサ群の *Afromontae* の種類は大体 2000 m 以上の高度の地域に生育し、*Afroalpine* の種類は通常 3500 m⁺以上の地域にみられるが、東アフリカとカメルーン山のあいだには高度 1000 m にみえない地域が 2000 km 以上にわたってつづいているのである。ところが近年の研究によると、カメルーン山が地形的に現在のような形をとるにいたったのはごく新しいことのように、Moreau (1963) はそれを第四紀に入ってからのもと考えている。また、さきののべたようにカメルーン山と東アフリカの山地のフロラのむすびつきはきわめて強い。つまり、地質学上の新しい時代において、東アフリカとカメルーン山のあいだの温帯系の植物の交流を認めねばならないが、それには氷河期においての気温の低下がまずとりあげられねばならない。

最近 Coetzee (1964) はケニア山の中腹に位置する Sacred Lake の底土にうずもれている花粉を、約 1 万 8 千年以前のものから現世のものについて分析し、欧州における氷河の発達に対応してケニア山でも気温が下がり植物帯も低下したが、その低下が約 1000 m であったことを明らかにした。もしウシノケグサ群の *Afromontane* の種類が氷河期に 1000 m 台の高度の地域に十分に生育できたとすると、その生育範囲は現在のそれより大きく拡大する。しかし、現在の東アフリカとカメルーン山のあいだには高度 1000 m 以下の広大な地域（主として台地）があるので、単に気温の低下のみではなく、当時は地形においても現在とは異なっていたと推定される。つまり、東アフリカとカメルーン山の中間地帯に高度 1000 m をこえる地域がたとえ断続的であってもかなりの程度存在していたのなら、氷河期においての気温の低下とあいまって、*Afromontane* の植物が東アフリカとカメルーン山のあいだを移動できたと推定される。

Afroalpine の種類についてみると、氷河期における分布の交流は *Afromontane* のものより当然はるかに少なかったと思われる。Hedberg (1961) は東アフリカのそれぞれの高山および高山群のフロラの解析を通じて、この結論をのべている。東アフリカとエチオピア高原の高山帯のあいだでさえ、その交流はほとんど無視しうる程度であったようである。

Afroalpine の要素の 1 つである *Keniochloa* と黒海地方にみられる *Zingerica* の分布の不連続はきわめて著しいが、これら（またはこれらの祖先型）が *Afroalpine region* と黒海地方のあいだを移動できる条件がかつて存在したに違いない。*Afroalpine region* と黒海地方のあいだのいろいろの場所で、いろいろの時期に、これらの植物が生

育しうる条件がみたされ、その複雑なからみあいを通じて、しだいに現在の分布に近ずいたと思われるが、このような問題に対する議論はアフリカ大陸の気候と地形の長い変遷の歴史とくみあわせねばならない。しかし地学者によりそれらについて現在行われている研究は、筆者の理解の遠くおよばないものである。

さきにのべたように、東アフリカ、南アフリカ、カメルーン山にわたって分布している属として、8属（ヌカボ属、コメススキ属、ミサヤマチヤヒキ属、ミノボロ属、イチゴツナギ属、ウシノケグサ属、スズメノチャヒキ属、ヤマカモジグサ属）があるが、これらはアフリカ大陸に古くから入りこんだために、複雑な変遷をへて、現在アフリカ大陸でウシノケグサ群の生育しうるほぼ全域に展開しているものと推定される。実際にこれら8属のうち、ヌカボ属以外の属は外部形態に古型を多くもつ属である。ハルガヤ属、チシマドジョウツナギ属なども、おそらく古くからアフリカ大陸に入りこんでいるものと思われる。

Hedberg (1965) は Afroalpine flora の6% が地中海要素とむすびつくことを明らかにし、その一部としてウシノケグサ群に属する *Vulpia bromoides* と *Aira caryophyllaea* をあげている。この2種はいかにも地中海要素とみて差支えないものであるが、起原はかなり古いと推定されるものである。*Vulpia bromoides* とその類縁種からなる complex は、地中海地方から欧州、カリフォルニア、南米の太平洋岸からアルゼンチン中部の3地域（いずれも地中海気候～乾燥気候をもつ地域とその周辺）に分布するものであり、*Aira caryophyllaea* は古くからアフリカ大陸と離れていたと推定されているカナリー島にも自生するものである。これらは新第三紀の初期にはすでに生まれており、第三紀後半に熱帯アフリカに入りこんだものかもしれない。

地中海要素には起原がより新しいと推定されるものが相当数あり、ウシノケグサ群についてみると、*Aegilops*、ドクムギ属、スズメノチャヒキ属の *Bromium* 節と *Eubromus* 節などはその典型的なものである。これらはいずれも生活力が旺盛で分布をひろげる力も強いのであるが、そのような属または節に属するもので熱帯アフリカの山地に生じているものはごく少ない。ウシノケグサ群では、*Bromus adoensis* Hochst. (*Bromium* 節の種類) および Harker and Napper (1960) が *Bromus* sp. near *B. adoensis* として記載している型のみである。このような地中海地方の新しい起原のものがいわば本格的な発達をはじめたのは、おそらく熱帯アフリカの山地と地中海地方のあいだのフロアの交流がごく小規模でしか起りえなくなつてからのことであろう。

引用文献

- 1) Björkman, S. O. 1960. Symb. Bot. Upsal. **17**: 1—112.
- 2) Chippindall, L. K. A. 1955. The grasses & pastures of South Africa.
- 3) Chrtek, J. 1963. Novitates Botanicae 1963: 1—3.
- 4) Clayton, W. D. 1960. A key to Nigerian

grasses. 5) Coetzee, J. A. 1964. *Nature* **204**: 564—566. 6) Harker, K. W. and Napper, D. 1960. An illustrated guide to the grasses of Uganda. 7) Hedberg, O. 1957. *Symb. Bot. Upsal.* **15**: 1—411. 8) ———, 1961. Recent Advances in Bot. 914—919. 9) ———. *Webbia* **19**: 519—529. 10) Hepper, F. N. 1965. *Webbia* **19**: 593—617. 11) Hubbard, C. E. 1937. Gramineae in Flora of tropical Africa. 12) Hutchinson, J. and Dalziel, J. M. 1936. Flora of West tropical Africa. 13) Léonard, J. 1965. *Webbia* **19**: 907—910. 14) Maire, R. 1953. Flore de l'Afrique de Nord. 15) Melderis, A. 1956. *Sv. Bot. Tidsk.* **50**: 535—547. 16) Moreau, R. E. 1963. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **141**: 395—421. 17) 鈴木秀夫, 1964. アフリカ研究 **1**: 3—9. 18) 館岡亜緒, 1964. 植研雑 **39**: 332—339.

Résumé

The festucoid grasses in various areas in Africa were discussed from phytogeographical viewpoints. Several subjects related to the phylogenetic differentiation of the festucoid group were also discussed.

○高等植物分布資料 (39) Materials for the distribution of vascular plants in Japan (39)

○エゾスグリ *Ribes latifolium* Jancz. 1949 年頃から、北上山地六角牛山 (1,294 m) のフロラについて関心をもち、キタカミヒョウタンボク、エゾヒョウタンボク、ヤナギラン、ケヤナギランなど、種、変品種、合せて 580 余の植物目録をつくっている。たまたま同山の森林植物生態を研究している息子の正明が、昨夏、花も実もない本種と同定されるものを採取したが、決定にいたらずにいた。5 月 29 日 (1965) 本山西登山路標高約 900 m 附近の累岩地帯で現地調査し、高木：オヒョウ、サワグルミ、ハウチワカエデ、低木：キタカミヒョウタンボク、ムシカリ、ノリウツギ、林床にヒメゴヨウイチゴ、ツタウルシ、林縁にシマザサなどが混生する所に、開花中のエゾスグリの自生を確認したので、ここに記録する。しかし同種については、1958 年同登山路標高約 700 m 附近で発見、翌 1959 年発行の遠野市文化財報告書第三集に、コマガタケスグリと誤認発表しているので、ここに謹んで訂正する。結局同山に自生地を 2 ケ所発見している。終りにのぞみ御教示戴いた大井次三郎博士に謝意を表します。

(岩手県遠野市中沢小学校 小水内長太郎)